UNTERSUCHUNG ZUR ZEITSTRUKTUR REZEPTIVER FELDER VON GANGLIENZELLEN IM VISUELLEN SYSTEM DES FROSCHS

Helmut Krueger

1979

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547005_0020

Aus dem Institut für Arbeitsphysiologie
der Technischen Universität München

Direktor: Professor Dr. med. W. Müller-Limmroth

Untersuchung zur Zeitstruktur rezeptiver Felder von Ganglienzellen im visuellen System des Froschs

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
an der Ludwig Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Dr.rer.nat. Helmut Krueger
aus Wilhelmshaven

1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Mit Genehmigung des Fachbereichs Medizin der Universität München

Berichterstatter:	Prof. Dr.med. Müller-Limmroth
Mitberichterstatter:	Prof. Dr.med. Lund
Dekan:	Prof. Dr.med. Spann
Tag der mündlichen Prüfung:	08-02-1979

DISSERTATIONS– UND FOTODRUCK FRANK oHG
8 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2 8 09090

Die Versuchssteuerung und die Versuchsauswertung wurde mit einem von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (KR 586) zur Verfügung gestellten Prozeßrechner durchgeführt.

0. INHALTSVERZEICHNIS

1. Grundlagen 1

1.1 Elektrophysiologie des visuellen Systems 1
1.2 Histologie des visuellen Systems 3
1.3 Ziel der Untersuchung 6

2. Methodik 8

2.1 Präparation 8
2.2 Versuchsdurchführung 8
2.3 Ableittechnik 8
2.4 Reizanordnung 10
2.5 Versuchssteuerung und Auswertung 15
2.6 Klassifizierung der Zellen 16

3. Ergebnisse 18

3.1 Leuchtdichte 23
3.2 Testzeichengröße 25
3.3 Position im rezeptiven Feld 26

4. Diskussion 31

5. Zusammenfassung 36

6. Literatur 38

1. GRUNDLAGEN

Das visuelle System des Frosches unterscheidet sich in mancher Hinsicht von demjenigen häufig untersuchter Säugetiere wie Katze oder Affe. Auf Grund der kleineren Dimensionen des Augapfels ist das Auflösungsvermögen bedingt durch das relativ grobe Rezeptorenraster bedeutend kleiner als dasjenige des Affen oder der Katze. Auch funktionell und anatomisch liegen Unterschiede vor.

1.1 Elektrophysiologie des visuellen Systems

Ganglienzellen der Froschretina zeigen ein komplexes Verhalten, wie es bei Säugetieren (Katze, Affe) erst auf viel höherer Ebene angetroffen wird. Retinale Ganglienzellen reagieren auf bewegte Reize besser als auf stationäre. Auch ist die Gestalt der Reize von Bedeutung. Gitterstrukturen geben keine Antwort. Sie werden nicht "gesehen". Im visuellen System von Katze oder Affe werden solche Präferenzen erst im visuellen Cortex als komplexe und hyperkomplexe Zellen (HUBEL und WIESEL, 1965,1968) gefunden. Deshalb läßt sich eine geschlossene mathematische Beschreibungsmethode für eine homogene Schicht mit linearen Übertragungseigenschaften wie z.B. der Fourieralgor ithmus mit der Angabe einer mehrdimensionalen Übertragungsfunktion schon auf retinaler Stufe nicht mehr anwenden. An die Stelle der geschlossenen Beschreibung muß vorerst eine Beschreibung der Reaktion auf verschiedene Reizmuster treten.

In der Retina des Frosches können 6 funktionell verschiedene Klassen von Ganglienzellen unterschieden werden. Die erste Klassifizierung wurde bereits 1938 von HARTLINE vorgenommen. Er unterschied auf Grund der Reaktion auf einen hellen Punkt im rezeptiven Feld zwischen "on", "on-off" und "off" Zellen. Die heute übliche Einteilung geht auf Untersuchungen von MATURANA et al. (1960) zurück. Die Klassen werden jetzt von 0 bis 5 durchgezählt. Dabei entspricht Klasse 1 den "sustained edge detectors", Klasse 2 den "convex edge detectors", Klasse 3

den "changing contrast detectors" und Klasse 4 den "dimming detectors" von MATURANA et al., deren Benennung recht gut ihre Reaktionsmerkmale beschreibt. Die Neuriten der Klasse 0 ziehen zum Diencephalon und sollen weiterhin außer Betracht bleiben. Zellen der Klasse 5 besitzen ein sehr großes rezeptives Feld, dessen Grenzen nur schwer festzulegen sind.

Einige Eigenschaften der Zellen der Klasse 1-4 sind in Abb. 1 schematisch zusammengestellt (GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS, 1973). Die Größe der excitatorischen rezeptiven Felder nimmt mit der Klassenzahl von 2-4° Durchmesser auf 10° zu. Die quantitativen Eigenschaften der Entladungsraten der Zellen für verschieden Reizarten sind von der Arbeitsgruppe um GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS ausführlich erforscht worden. Der Einfluß von Geschwindigkeit, Kontrast oder Reizgröße kann mathematisch mit Potenzfunktionen bzw. rationalen sowie logarhithmischen Funktionen beschrieben werden.

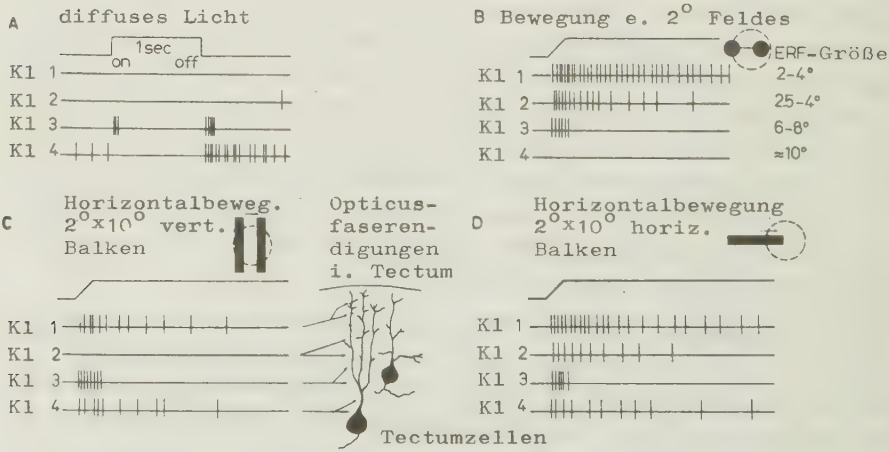


Abb. 1 Schematischer Überblick über die Grundeigenschaften der vier wesentlichen Ganglienzellklassen der Retina des Frosches, deren Neuriten zum tectum opticum ziehen, n. GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS (1973)

Alle Zellen der Klasse 1-4 adaptieren mehr oder weniger stark, wenn ein Testzeichen wiederholt auf dem gleichen Weg durch das rezeptive Feld läuft. Nach Untersuchungen von GRAUER et al. (1975, cit. GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS, 1976) muß für Klasse 2 Neurone bei einer einzigen Wiederholung ein Reizabstand von mindestens 15 Sekunde eingehalten werden, damit die Bewegungsadaptation die Reaktionsamplitude nicht vermindert ist. Nach totaler Bewegungsadaptation beträgt die Erholzeit mehr als 60 s.

Die von LETTVIN et al. (1961) vorgenommene Unterteilung der tectalen Neurone in Neuigkeits- ("Newness") Neurone und Gleichheits- ("Sameness") Neurone wird von GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS (1968, 1970, 1973) sowie INGLE und SPRAGUE (1975) weiter in 7 Klassen (1-7) differenziert. Die Eigenschaften tectaler Neurone sind weit gestreut. Das rezeptive Feld kann binokular (T1, T2) oder monokular sein. Seine Größe reicht von 2-3° (T7) bis zu mehr als 120° (T6). Es werden richtungsspezifische Zellen (T2, T5) gefunden. Das rezeptive Feld kann geteilt sein (T5). Der Typ T3 reagiert spezifisch auf sich nähernde Objekte. Auch gibt es im Gegensatz zu den retinalen Ganglienzellen Neurone mit einer spontanen Entladungsrate, die im ersten Fall nur bei extrem niedrigen Leuchtdichten beobachtet wird.

1.2 Histologie des visuellen Systems

Die Froschretina verfügt über vertikal und horizontal geordnete Elemente. Insofern besteht kein Unterschied zum Aufbau der Retinae von Mensch, Affe oder Katze. Die vertikale Linie wird von den Rezeptoren, den Bipolaren und den Ganglienzellen gebildet. Bei den horizontalen Elementen kann zwischen den Horizontalzellen und den Amacrinen-Zellen unterschieden werden. Daneben lassen sich aber histologisch deutliche Unterschiede im Vergleich zu den Säugetieren feststellen, die wahrscheinlich mit der komplexen Funktion der Sauropsidenretina verknüpft ist. Schon CAJAL (1896) fand lichtmikroskopisch, daß in der Ordnung der Sauropsiden im Vergleich zu der der Mammalia

die Zahl sowie die Variabilität der Amacrinen-Zellen deutlich vermehrt ist. Während in der Retina der Mammaliae beim Übergang von den Rezeptoren zu den Bipolarzellen eine deutliche Konvergenz vorliegt (CREUTZFELD, 1969), findet beim Frosch im Gegensatz eine Vermehrung im Verhältnis 2:7 statt (MATURANA et al., 1960; KEMALI et al., 1969). Erst auf der Ebene der Ganglienzellen vermindert sich die Zahl der Zellen auf die Hälfte derjenigen der Rezeptoren.

Die Komplexität der physiologischen Funktion einer nervösen Struktur korreliert mit der Dichte synaptischer Verbindungen (DUBIN, 1970). Tatsächlich ist die innere synaptische Zone, die innere plexiforme Schicht, der Froschretina etwas dicker als die des Menschen und weist mit $10{,}4*10^6$ synaptischen Kontakten/mm^2 eine um den Faktor 3,6 größere Verknüpfungsdichte auf. Die Zahl der Amacrinen ist um den Faktor 2 bis 4 größer als bei Affe oder Katze. Die äußere synaptische Zone, die äußere plexiforme Schicht, weicht hingegen morphologisch nicht vom Aufbau der Säugetierretina ab.

Abb. 2 zeigt eine schematische Zusammenstellung verschiedener retinaler Zellen und ihrer Verknüpfungen, wie sie von DOWLING (1976) angegeben wird. Elektronenmikroskopisch können zwei verschiedene Synapsentypen unterschieden werden. Die konventionellen Synapsen sind stark vermehrt im Bereich der vergleichend uniformen, kurzen, dünnen Zellfortsätze der Amacrinen anzutreffen. Die Mehrzahl enthält zahlreiche Vesikel . Die wenigen ohne solche Vesikel können möglicherweise als Dendriten der Ganglienzellen angesprochen werden. Die Fadensynapsen

	Mensch (parafoveal)			Frosch (zentral)		
	Anzahl	%	Häufigkeit	Anzahl	%	Häufigkeit
Fadenkontakte	52	36	0,028/ μm^2	36	10	0,024/ μm^2
Normalkontakte	88	62	0,046/ μm^2	281	78	0,184/ μm^2
Serienkontakte	2	2	0,001/ μm^2	44	12	0,028/ μm^2

Tab. 1 Die Häufigkeit verschiedener Arten synaptischer Kontakte der inneren plexiformen Schicht, n. DOWLING (1976)

stellen den zweiten Typ. Wie Tab. 1 zeigt sind sie in der Retina des Frosches und des Menschen in ähnlicher Häufigkeit vertreten.

Die Bipolarzellen besitzen zwei postsynaptische Elemente. Während bei den Mammaliae der direkte Kontakt Bipolarzelle - Ganglienzelle überwiegt, nehmen die Dendriten der Ganglienzellen der Froschretina zumeist keinen direkten Kontakt mit den Bipolarzellen auf. Der zentral gerichtete Informationsfluß läuft über die Amacrinenzellen, so daß diese eigentlich in die vertikale Informationsachse der Retina mit einbezogen werden müssen.

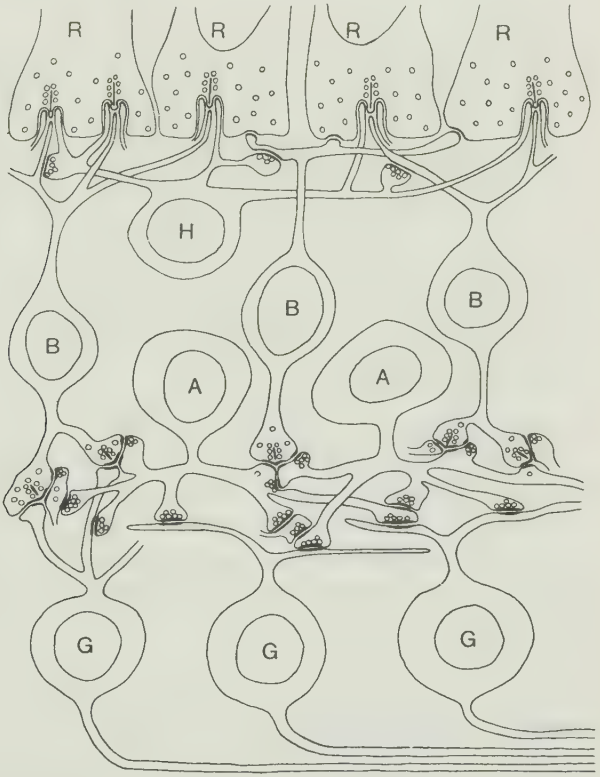


Abb. 2

Schema der synaptischen Kontakte der Froschretina
G: Ganglienzelle
A: Amacrinenzelle
B: Bipolarzelle
H: Horizontalzelle
R: Rezeptorende
n. DOWLING (1976)

Ungeklärt ist, ob es nur eine Art von Ganglienzellen gibt, die sowohl von Bipolarzellen als auch von Amacrinenzellen erregt wird oder ob zwei Arten vorliegen, die jeweils nur durch eine der beiden Zelltypen stimuliert wird. Die Komplexität der Funktion von Ganglienzellen wird augenscheinlich durch die Zwischenschaltung der Amacrinenzellen erreicht.

Horizontalzellen besitzen keine Rückkopplung zu den Rezeptoren Sie werden vermutlich wie die Bipolarzellen von den Rezeptoren erregt, denn sie besitzen Latenzzeiten von ähnlicher Größe. Sie summieren die Aktivität weiter Retinaareale und sind somit für die Zentrum-Umgebung Organisation rezeptiver Felder verantwortlich.

Die Neuriten der Ganglienzellen ziehen in der Mehrzahl unmyelisiert, ungeordnet im nervus opticus zum tectum opticum. Im Chiasma kreuzen sie fast vollständig. Die synaptische Kontaktzone mit den Dendriten der Tectumzellen liegt im oberflächlichen Neuropil des tectum opticum. Sie reicht bis eine Tiefe von 400 µm. Die funktionellen Klassen der retinalen Ganglienzellen lassen sich verschiedenen Tiefen zuordnen, die zur obersten Schicht 9 (SZÉKEY und LÁZÁR, 1976) gehören. GAZE und KEATING (1968) sowie LETTVIN et al. (1959) geben für Klasse 1 10-30 µm, für Klasse 2 30-90 µm, für Klasse 3 100-300 µm und für Klasse 4 300-400 µm an.

1.3 Ziel der Untersuchung

Die Größe eines rezeptiven Feldes im visuellen System hängt von verschiedenen Variablen ab.
(1) An erster Stelle ist die Ausdehnung des Dendritenbaumes zu nennen. Ein ausgedehnteres Dendritensystem führt zu einem größeren rezeptiven Feld.
(2) Von Bedeutung ist ferner die Stufe, die die untersuchte Zelle in der vertikalen Gliederung des visuellen Systems einnimmt. Je höher sie ist, umso stärker verbreitert sich in peripherer Richtung der über synaptische Verknüpfungen erfaßte Bereich. Eine Ganglienzelle summiert den Informationsfluß mehre-

rer Bipolarzellen, die wiederum die Erregung einer Zahl von Rezeptoren sammeln.
(3) Die dritte Größe sind schließlich die horizontal wirkenden Elemente. Hier sind an erster Stelle die Amacrinenzellen zu nennen aber auch die Horizontalzellen. Wie Abb. 2 verdeutlicht wirken die Amacrinenzellen nicht nur als Interneurone zwischen Bipolar- und Ganglienzellen, sondern sind auch untereinander vielfach verknüpft. Aus den Modellrechnung von VARJÚ (1962) zur lateralen Vorwärts- und Rückwärtshemmung (-Aktivierung) kann geschlossen werden, daß eine Rückwärtswirkung gedanklich durch Einführung einer zusätzlichen vertikalen Verarbeitungsstufe mit reiner Vorwärtswirkung ersetzt werden kann. Die horizontale Rückwärtswirkung ist also nach Punkt (2) mit einer Vergrößerung des rezeptiven Feldes gleichbedeutend. Theoretisch ist über die Amacrinenzellen eine Ausdehnung des rezeptiven Feldes der Ganglienzellen über die ganze Retina denkbar.

Die Größe der rezeptiven Felder im visuellen System des Frosches wurde bislang mit Testzeichen gemessen, die auf festgelegten Bahnen durch das Feld geführt wurden. Beurteilungskriterium war allein die mittlere Pulsrate oder die Gesamtpulszahl/Durchgang, Amplitudenwerte. Wie schon die Untersuchungen von GRÜSSER und FINKELSTEIN (1967) zum Geschwindigkeitsverhalten von Neuronen der Klasse 2 zeigten, spiegelt die Reaktionsamplitude nur einen Teil der Eigenart bewegungsspezifisch reagierender Zellen wider. Einen zweiten Ansatzpunkt, der bisher kaum Beachtung fand, bietet die Messung von Laufzeiten im rezeptiven Feld. Laufzeiten lassen sich über Latenzzeitbestimmungen ermitteln. Sie sollten außerdem einen Rückschluß auf die Zwischenschaltung möglicher Interneurone in der Peripherie des rezeptiven Feldes zulassen.

2. METHODIK

2.1 Präparation

Für die Untersuchung wurden männliche Frösche (R. esculenta) zwischen 50 und 100 g Körpermasse verwendet. Die Tiere wurden mit Flaxedil^{R} (1mg 1,2,3-Tri-(ß-triäthylammoniumäthoxy)-benzoltrijodid / 100g Körpermasse) immobilisiert und das Operationsfeld mit Xylocain anästhetisiert. Pilocarpin diente als Mioticum der Fixierung der Pupillenweite. Für die Ableitung der elektrischen Potentialdifferenzen wurde der Schädel über dem linken Lobus opticus mit einem Zahnbohrer eröffnet und die beiden äußeren Hirnhäute in stumpfer Präparation teilweise entfernt. Feuchter Zellstoff verhinderte während der Versuche das Austrocknen der Haut. Für die Cornea wurde künstliche Tränenflüssigkeit (Protagent^{R}) verwendet, die auf Grund ihres Gehaltes an Polyvinylpyrrolidon über lange Zeit auf der Cornea verweilt.

2.2 Versuchsdurchführung

Das Versuchstier wurde nach der Präparation so in der Versuchanordnung justiert, daß die optische Achse des Auges annähernd auf die Mitte des Projektionsschirms für die optischen Muster zeigte. Nach Untersuchungen von JACOBSON (1962) besitzt dieser Retinabereich die größte Repräsentation im tectum opticum. Mit den Versuchen wurde frühestens 1 Stunde nach der Präparation begonnen. Zwischen den einzelnen Messungen mit einer Testzeichenbewegung oder Leuchtdichteänderung wurde eine Pause von mindestens 30 s eingehalten, um eine Adaptation auf die Reizkonfiguration auszuschließen. Nach Untersuchungen von GRÜSSER et al. (1976) reicht diese Zeit aus.

2.3 Ableittechnik

Die Aktionspotentiale der Ganglienzellen wurden extrazellu-

lär mit Glasmikrokapillaren abgeleitet, die mit einer Legierung aus Indium und Woodschem Metall bei ca 70-80 °C gefüllt worden waren. Die Herstellung der Elektroden geschah in Anlehnung an das von GESTELAND et al. (1959) angegebene Verfahren. Dieser Elektrodentyp hat sich für die Untersuchungen im Bereich des tectum opticum des Frosches am besten bewährt. Mit Elektrolyt gefüllte Mikroelektroden erwiesen sich nach Vorversuchen als wenig geeignet. Die metallische Spitze wurde vor dem Versuch in Hexachloroplatinsäure platiniert bis der Widerstand unter 20 kΩ gesunken war. Als gutes Kriterium für die Brauchbarkeit einer Elektrode erwieß sich der erreichte Rauschpegel (U_{ss}). Die verwendeten Elektroden hatten einen Spitzendurchmesser zwischen 2 und 6 µm.

Abb. 3 gibt einen schematischen Überblick über die Versuchsanordnung. Der Frosch blickt mit dem rechten Auge auf den

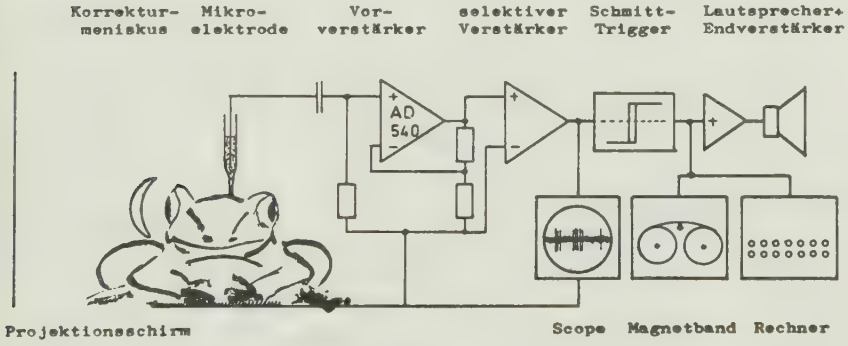


Abb. 3 Schema der Versuchsanordnung

Projektionsschirm. Das Auge wird mit einem Meniskus auf die Sehentfernung korrigiert. Nach Untersuchungen von MOSER und KRUEGER (1972) kann von einem emmetropen Grundzustand ausgegangen werden. Die elektrischen Potentialänderungen wurden noch am Ort des hydraulischen Mikrotriebes, mit dem die Elek-

trode im rechten tectum opticum positioniert wurde, vorverstärkt. Für die Vorverstärkung (50-fach) wurde ein Operationsverstärker mit niedrigem Eingangsrauschen, hohem Eingangswiderstand und kleinem Offset eingesetzt, dessen Daten durch Absenken der Versorgungsspannung auf 5 V verbessert wurden. Nach der selektiven Endverstärkung (Mittenfrequenz 600 Hz) folgte ein Schmitt-Trigger zur Diskriminierung von Aktionspotentialen unterschiedlicher Höhe. Die Aktionspotentiale wurden zusammen mit anderen Versuchdaten auf einem Magnetband aufgezeichnet und gleichzeitig mit einem Prozeßrechner ausgewertet.

2.4 Reizanordnung

Der für die Untersuchungen entwickelte Projektor mit elektro-

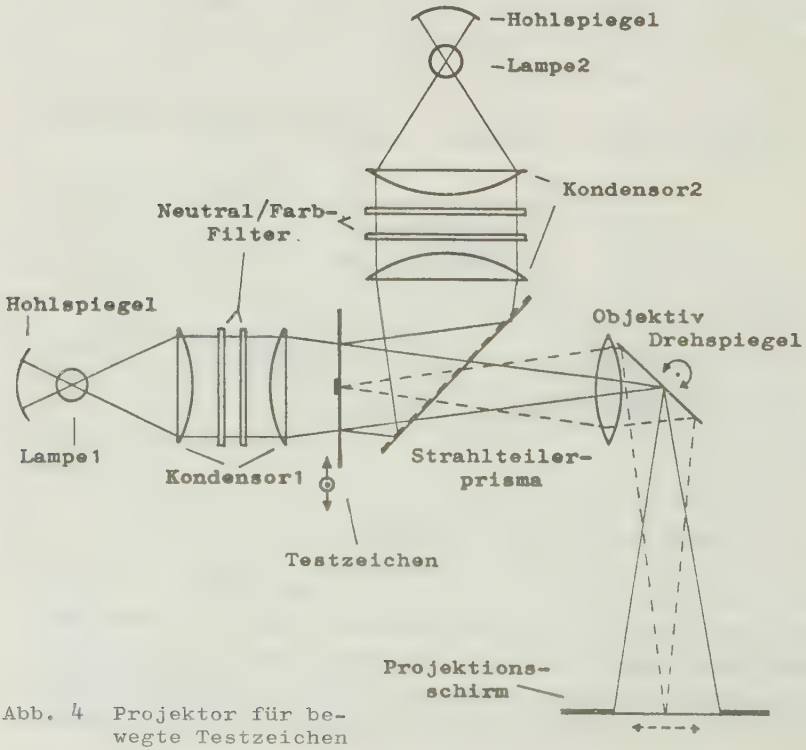


Abb. 4 Projektor für bewegte Testzeichen

nischer Ansteuerung erlaubt die Darbietung bewegter Testzeichen. Der prinzipielle optische Aufbau ist der Abb. 4 zu entnehmen. Das Objektiv entwirft über den Drehspiegel auf dem Projektionsschirm ein Bild des in zwei Ebenen verschiebbaren Testzeichens. Der auf eine Galvanometerachse montierte Spiegel läßt das Bild über den Schirm wandern. Die Testzeichen werden mit einem aus der Leiterplattentechnik bekannten photographischen Ätzverfahren auf einem mit Chrom bedampften Glasträger erzeugt. Ein Beleuchtungs-

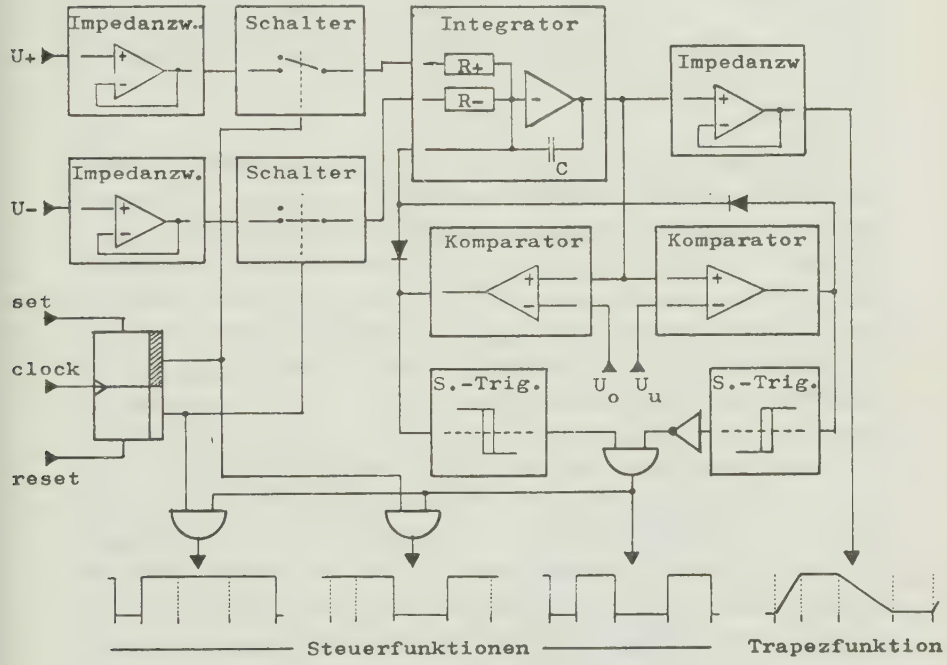


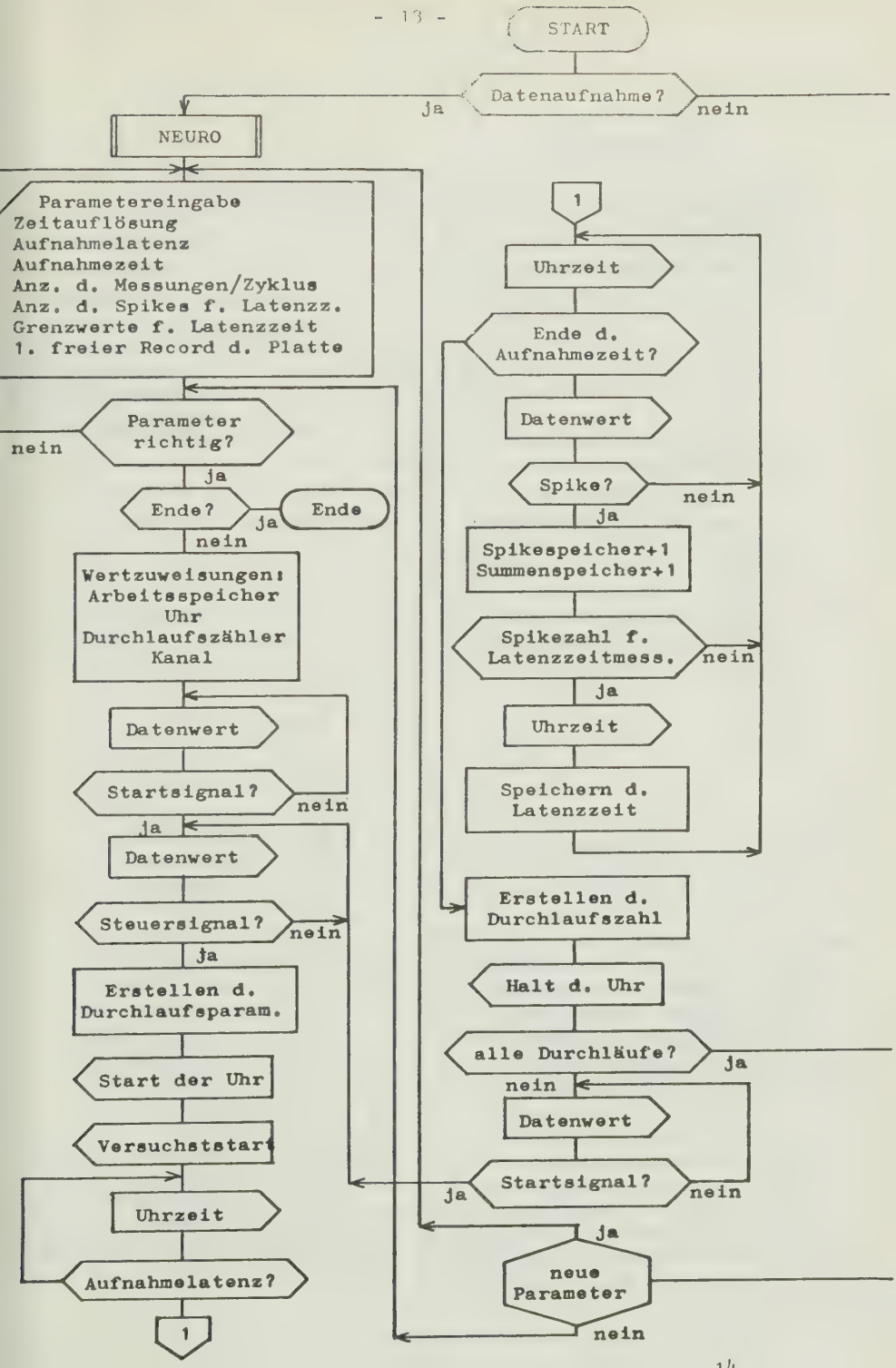
Abb. 5 Prinzipschaltung des Generators für Trapezfunktionen

system (Hohlspiegel, Lampe1, Filter, Kondensor 1) beleuchtet diese Testzeichen von hinten und ein zweites (Hohlspiegel, Lampe 2, Filter, Kondensor 2) über einen Strahlteiler von

vorn. Auf diese Weise kann ein weites Spektrum von Helligkeits- und Farbkontrasten zwischen Testzeichen und Hintergrund hergestellt werden. Die Kondensoren bilden die zugehörigen Lampen auf den Drehspiegel ab. Dadurch wird gewährleistet, daß sich die Austrittspupille des Projektors bei Spiegeldrehungen nicht ändert und die Helligkeit des Projektionsbildes bei Bewegungen konstant bleibt.

In den vorliegenden Versuchen wurden Lochblenden und Punktblenden als Testzeichen verwendet. Der kleinste Durchmesser betrug 10 Sehwinkelminuten, bei denen die Grenze des Auflösungsvermögens des Froschauges erreicht ist (KRUEGER und MOSER, 1972). In Abb. 4 nicht eingetragene Magnetverschlüsse auf Lautsprecher-Basis mit einer Umschaltzeit von weniger als 2ms erlaubten das An- und Abschalten der Beleuchtungssysteme.

Das Galvanometer des Drehspiegels wurde mit einem hierfür entwickelten Trapezgenerator angesteuert, dessen prinzipiellen Aufbau Abb. 5 zeigt. Elektronische Grundbausteine des Generators sind Operationsverstärker und logische TTL-Gatter. Der Generator kann über die Eingänge "set", "reset" oder "clock" entweder von Hand oder über einen Prozeßrechner bedient werden. Grundelement des Generators ist ein Integrationsglied. Ein Kondensator (C) wird mit einem konstanten Strom ge- oder entladen. Die Rückkopplung über einen Operationsverstärker mit hohem Eingangswiderstand und niedrigem Offset erlaubt die Einführung einer virtuellen Erde am Eingang des Kondensators (C) und damit eine sehr lineare Integrationskennlinie. Die Anstiegssteilheit bzw. die Abfallssteilheit dU/dt des Ausganssignals kann über die kontinuierlich einstellbare Integrationsspannung U_+ bzw. U_- sowie über den diskret veränderlichen Integrationswiderstand R_+ bzw. R_- in weiten Bereichen verändert werden. Die Komparatoren setzen den Integrationskondensator beim Erreichen einer oberen Grenzspannung U_o bzw. einer unteren U_u außer Funktion. Das jeweilige Plateau der trapezförmigen Ausgangsspannung ist erreicht. Die Spannungen U_o und U_u


START
Datenaufnahme?
ja
nein
NEURO
Parametereingabe
Zeitauflösung
Aufnahmelatenz
Aufnahmezeit
Anz. d. Messungen/Zyklus
Anz. d. Spikes f. Latenzz.
Grenzwerte f. Latenzzeit
1. freier Record d. Platte
Parameter richtig?
nein
ja
Ende?
ja
Ende
nein
Wertzuweisungen:
Arbeitsspeicher
Uhr
Durchlaufszähler
Kanal
Datenwert
Startsignal?
nein
ja
Datenwert
Steuersignal?
nein
ja
Erstellen d. Durchlaufsparam.
Start der Uhr
Versuchsstart
Uhrzeit
Aufnahmelatenz?
1
1
Uhrzeit
Ende d. Aufnahmezeit?
Datenwert
Spike?
nein
ja
Spikespeicher+1
Summenspeicher+1
Spikezahl f. Latenzzeitmess.
nein
ja
Uhrzeit
Speichern d. Latenzzeit
Erstellen d. Durchlaufszahl
Halt d. Uhr
alle Durchläufe?
ja
nein
Datenwert
Startsignal?
ja
nein
ja
neue Parameter
nein

sung kann zu Beginn des Programms auf n*1ms festgelegt werden. Für die Versuche wurde im allgemeinen eine Zeitauflösung von 2 ms gewählt. Die Eingabe aller Parameter für den Versuchsablauf und die Ausgabe der Ergebnisse wie Latenzzeiten, Aktionspotentialen, Mittelwerten und Fehlern lief über die Konsolenschreibmaschine (Hytype). Die Zahl der Aktionspotentiale, die für die Berechnung der Latenzzeit erfolgt sein muß, kann vorher festgelegt werden. Nach jedem Versuchsabschnitt wurden die Ergebnisse in einem Datenfile auf einer Magnetplatte (Floppy Disc) abgelegt. Sie konnten dann zu einem späteren Zeitpunkt in Form von "post stimulus time" Histogrammen auf die Konsolenschreibmaschine wieder ausgegeben werden.

2.6 Klassifizierung der Zellen

Die Einstichtiefe der Mikroelektrode liefert einen ersten groben Anhaltspunkt für die Klassifizierung der Zellen. Bis zu einer Tiefe von 400 µm ist mit Aktionspotentialen der retinalen Ganglienzellen Klasse 1-5 zu rechnen, deren Nervenfaserendigungen in diesen Schichten des oberflächlichen Neuropils des tecticum mit aufsteigenden Dendriten tectaler Zellen synaptisch verbunden sind. In tieferen Schichten werden dann nur noch Reaktionen tectaler Zellen gefunden, für die bisher kein einheitliches Klassifizierungsschema vorhanden ist. GRÜSSER und GRÜSSER-CORNEHLS (1976) unterscheiden 7 Klassen (T1-T7). Für die retinalen Ganglienzellen liefert die Größe des exzitatorischen rezeptiven Feldes einen weiteren Hinweis (s. Abb. 1).

Die genaue Zuordnung einer retinalen Ganglienzelle zu einer der Klassen 1 bis 4 erfolgte nach den in Abb. 1 skizzierten funktionellen Eigenschaften. Eine Reaktion auf Ein- oder Ausschalten diffusen Lichtes gab eine Entscheidung für Klasse 3,4 und das Fehlen eine für Klasse 1,2. Klasse 1 und 2 wurden dann auf Grund ihrer Reaktion auf einen Balken getrennt, der senkrecht zu seiner Längsachse bewegt wurde. Im Falle der Klasse 4 Neurone diente die Hemmung einer vorhandenen Entladungsrate als "on"-Reaktion auf diffuses Licht zusammen mit einer andauernden Entladungsrate als "off"-Reaktion

zur genauen Bestimmung und Abgrenzung gegen Klasse 3 Neurone.

3. ERGEBNISSE

Die Daten über die quantitativen Eigenschaften rezeptiver Felder der Ganglienzellen im visuellen System des Frosches, die der Literatur zu entnehmen sind (GRÜSSER u. GRÜSSER-CORNEHLS, 1976), wurden in der Mehrzahl mit Reizkonfigurationen gewonnen, bei denen Muster mit vorgegebener Geschwindigkeit auf unterschiedlichen Bahnen über das gesamte rezeptive Feld geführt wurden oder auch die retinale Beleuchtungsstärke insgesamt bzw. punktuell zeitlich moduliert wurde.

Das bei einer Durchquerung des rezeptiven Feldes zu beobachtende Impulsmuster entsteht durch Summation zahlreicher differentieller Beiträge einzelner durch das Testzeichen erregter Rezeptoren, die im rezeptiven Feld der betrachteten Ganglienzelle liegen. Werden nur wenige Rezeptoren im rezeptiven Feld (RF) erregt, läßt sich der differentielle Beitrag messen. Der lokale, begrenzte Reiz führt zu einer zeitlich mehr oder weniger lang andauernden Aktivität der Ganglienzelle. Abb. 8a zeigt im originalen Ausdruck des Rechners den Zeitverlauf der Impulsrate im "post stimulus time"-Histogramm, die durch einen solchen Reiz ausgelöst wurde. Eine solche Impulsantwort ist einmal durch die Laufzeit - die Latenzzeit (L_t) - zum andern durch die Lage des Rezeptors im RF zu charakterisieren. Für rotationssymmetrische RF's ist die Annahme einer alleinigen radialen Abhängigkeit plausibel. Die Laufzeit wird dann ebenfalls eine Funktion des Abstandes r vom Zentrum sein. Der zeitliche Verlauf der Impulsrate läßt sich also durch eine Funktion $I_r(t)$ beschreiben, die für Zeiten $t<T_1$ die Bedingung $I_r(t)=0$ erfüllt. Die Reaktion beim Durchgang eines Testzeichens durch das RF ergibt sich durch nichtlineare Superposition der Einzelreaktionen zu $I(T)=\sum_{-\infty}^{T}\sum_{r_0}^{r_1} I_r(t-t_r)$. r_0 ist der Ausgangspunkt der Bewegung und r_1 der zum Zeitpunkt T erreichte Punkt des Testzeichens. t_r bezeichnet die Zeit, zu der die Position r erreicht ist. Laterale Hemmung und Bahnung bestimmen die Nichtlinearität der Summation. Wegen der zeitlichen Überlagerung der Einzelbeiträge

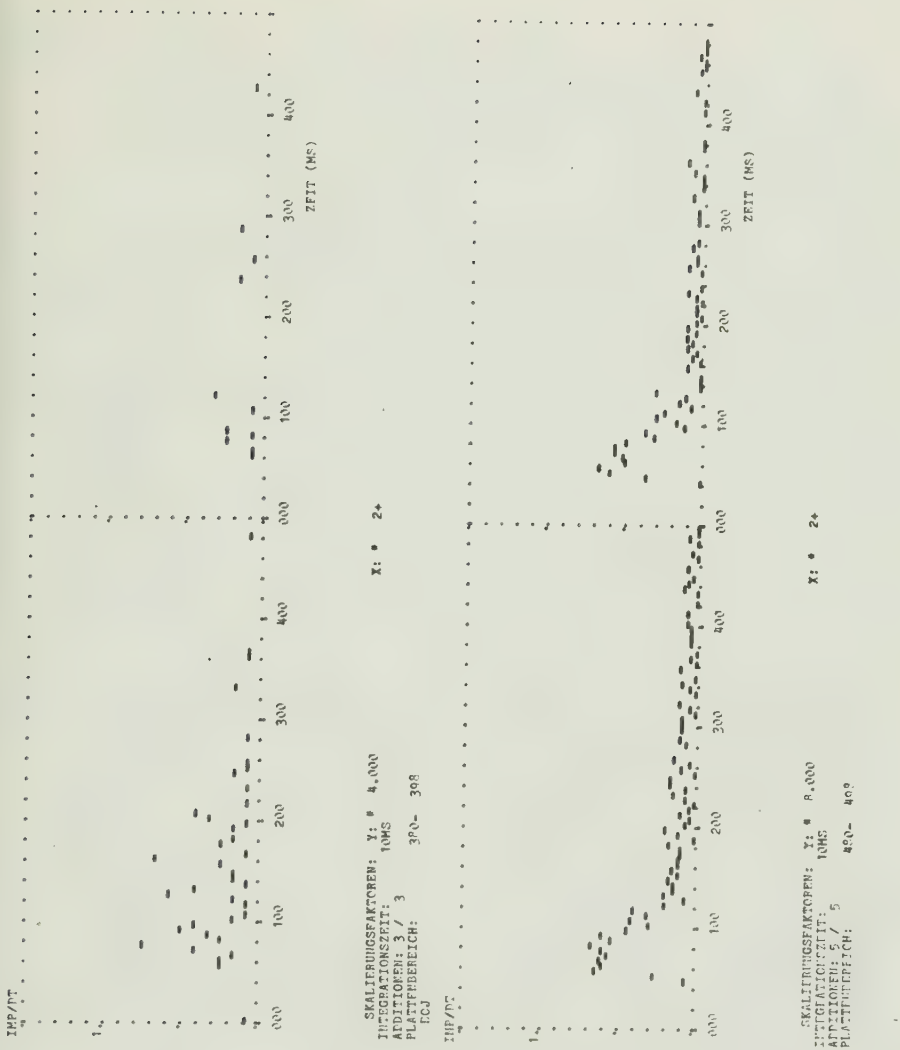


Abb. 8 Zeitverlauf der Impulsrate im originalen "post stimulus" Histogrammausdruck des Rechners.
a) links: on-off-Reaktion eines Klasse 2 Neuron für einen Testreiz von 20′ Durchmesser und positivem Kontrast, links off-Reaktion, rechts on-Reaktion
b) rechts: Bewegungsreaktion eines Klasse 2-Neuron Testzeichendurchmesser 100′, negativer Kontrast, Bewegungsamplitude 50′, links von hinten nach vorn, rechts von vorn nach hinten

läßt sich die Gleichung nicht lösen. Die Laufzeiten sowie Funktionen $I_r(t)$ liefern also zusätzliche Information zur örtlichen und zeitlichen Struktur der RF's von bewegungsspezifischen Ganglienzellen.
Die örtliche (differentielle) Reaktionskurve der Abb. 8a wurde mit einem scheibenförmigen kleinen Testzeichen aufgenommen, dessen Kontrast sprunghaft geändert wurde. Dieser Reiz führt bei bestimmten Zellklassen zu einer "on" und einer "off" Reaktion. Eine solcher Reiz mit sprungartiger Kontraständerung ist zwar technisch mit einfachsten Mitteln zu verwirklichen aber gerade im Fall bewegungsempfindlicher Ganglienzellen sehr künstlich. In der Natur wird plötzlichen Kontraständerungen nur eine untergeordnete Bedeutung zukommen. Eine zweite, der Wirklichkeit angemessenere Möglichkeit örtliche Reaktionskurven zu erhalten, bietet die Verschiebung kleiner Testzeichen im RF um differentielle Wege. In Abb. 8b ist die Reaktionskurve für eine differentielle Verschiebung einer schwarzen Testscheibe auf hellem Grund eingetragen. Der Verlauf des "post stimulus time" - Histogramms weicht nicht wesentlich von demjenigen für die Kontraständerung ab. Die Reaktion ist allerdings im Gegensatz zu Abb. 8a symmetrisch, weil die Bewegungsrichtung senkrecht zur Verbindungslinie zum Feldzentrum (tangentiell) gewählt wurde.

Kleine Reize (Weglänge, Testzeichendurchmesser) führen zu niedrigen und schwankenden Reaktionen, so daß eine Mittelung über mehrere Ereignisse notwendig ist. Die rasche Bewegungsadaptation der Zellen erlaubt aber nur eine niedrige Wiederholrate von maximal 2 Bewegungen in der Minute. Diese Faktoren und die begrenzte Lebensdauer des Präparates beschränken den Umfang des jeweiligen Versuchsprogramms.

Der Einfluß von drei Parametern auf die Laufzeit im rezeptiven Feld und die Impulssumme wurde untersucht: Leuchtdichte sowie Testzeichengröße und Position im rezeptiven Feld. Der Einfluß von Geschwindigkeit und Amplitude der Bewegung wurde nicht systematisch verfolgt. Die Reaktionsamplitude wächst mit zunehmender Geschwindigkeit.

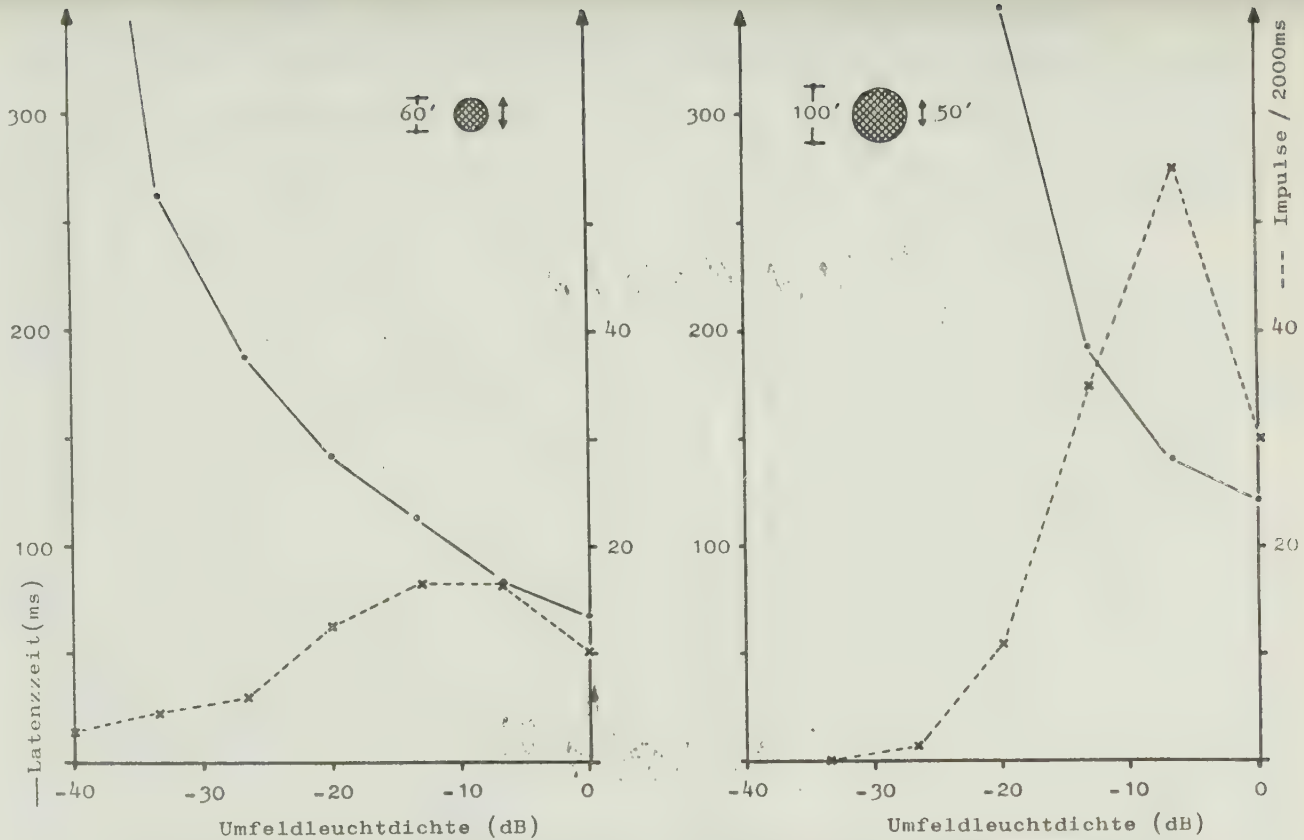


Abb. 8 Einfluß der Umfeldleuchtdichte auf die Latenzzeit und die Impulssumme für dunkle Kreisscheiben auf hellem Grund, Kontrast=0,98, 0 dB entspricht 50 cd/m^2
a) Klasse 1 (links) b) Klasse 2 (rechts)

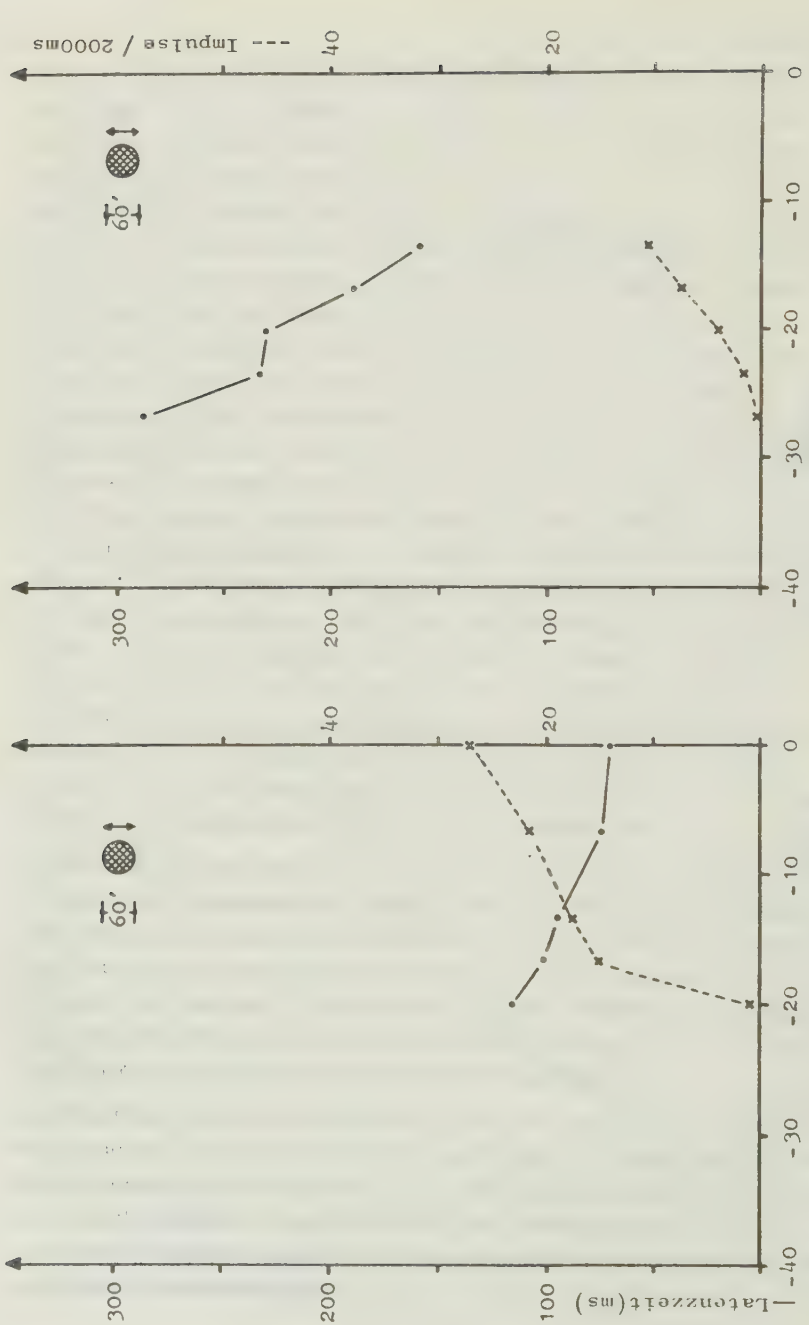


Abb. 8 Einfluß der Umfeldleuchtdichte auf die Latenzzeit und die Impulssumme für dunkle Kreisscheiben auf hellem Grund; Kontrast-0,98; 0 dB entspricht 50 cd/m²
c) Klasse 3 (links) d) Klasse 4 (rechts)

Leuchtdichte

Die Leuchtdichte beeinflußt Amplitude und Latenzzeit einer Vielzahl von Funktionen des peripheren visuellen Systems. So nimmt z.B. die mittlere Pupillenfläche mit zunehmender retinaler Beleuchtungsstärke ab. Gleichsinnig verhält sich die Latenzzeit der phasischen Pupillenreaktion. Im visuellen System des Frosches besitzen bereits die retinalen Ganglienzellen dritter Ordnung abweichend von denjenigen der Säugetierretina klassifizierende Eigenschaften. Sie reagieren nur in gerigem Umfang auf zeitliche Änderungen einer diffusen retinalen Beleuchtung. Bewegte Testzeichen werden hingegen gut "erkannt". Eine reine klassifizierende Eigenschaft sollte nach Überschreiten einer Schwelle nicht mehr von der Leuchtdichte abhängen.

In Abb. 9a-d ist beispielhaft der Einfluß der Umfeldleuchtdichte auf die Impulssumme und die Laufzeit T_1 für Zellen der Klasse 1-4 zusammengestellt. Die Kurven wurden für schwarze Kreisscheibchen auf hellem Grund ermittelt. Der Durchmesser der Scheibchen betrug 60 bzw. 100 Sehwinkelmin. Die Testzeichen wurden jeweils symmetrisch zum Zentrum des rezeptiven Feldes um 60'bzw. 50' hin und her bewegt (Sprungfunktion). Alle 4 Zelltypen verhalten sich ähnlich. Mit zunehmender Leuchtdichte sinkt die Latenzzeit hyperbolisch. Die Reaktionsamplitude steigt hingegen parabolisch mit wachsender Leuchtdichte. Im Bereich der möglichen Leuchtdichten wurden zwei verschiedene Verlaufsformen beobachtet. Bei einer Zellgruppe tritt ein Gebiet der Sättigung auf (s. Abb. 9a,b). Eine Steigerung der Leuchtdichte über diesen Bereich hinaus führt zu keiner Zunahme der Impulssumme mehr. Häufig sinkt sie sogar wieder. Die zweite Zellgruppe reagiert auf jeden Zuwachs an Leuchtdichte mit einem Anstieg der Impulssumme. Die Zugehörigkeit einer Zelle zu einer dieser beiden Zellgruppen korreliert nicht mit der Zellklasse. Die Laufzeit verkürzt sich unabhängig von der Sättigung der Impulssumme stetig mit zunehmender Leuchtdichte.

Eine Kontrastumkehr (helle Kreisscheibchen auf dunklem Um-

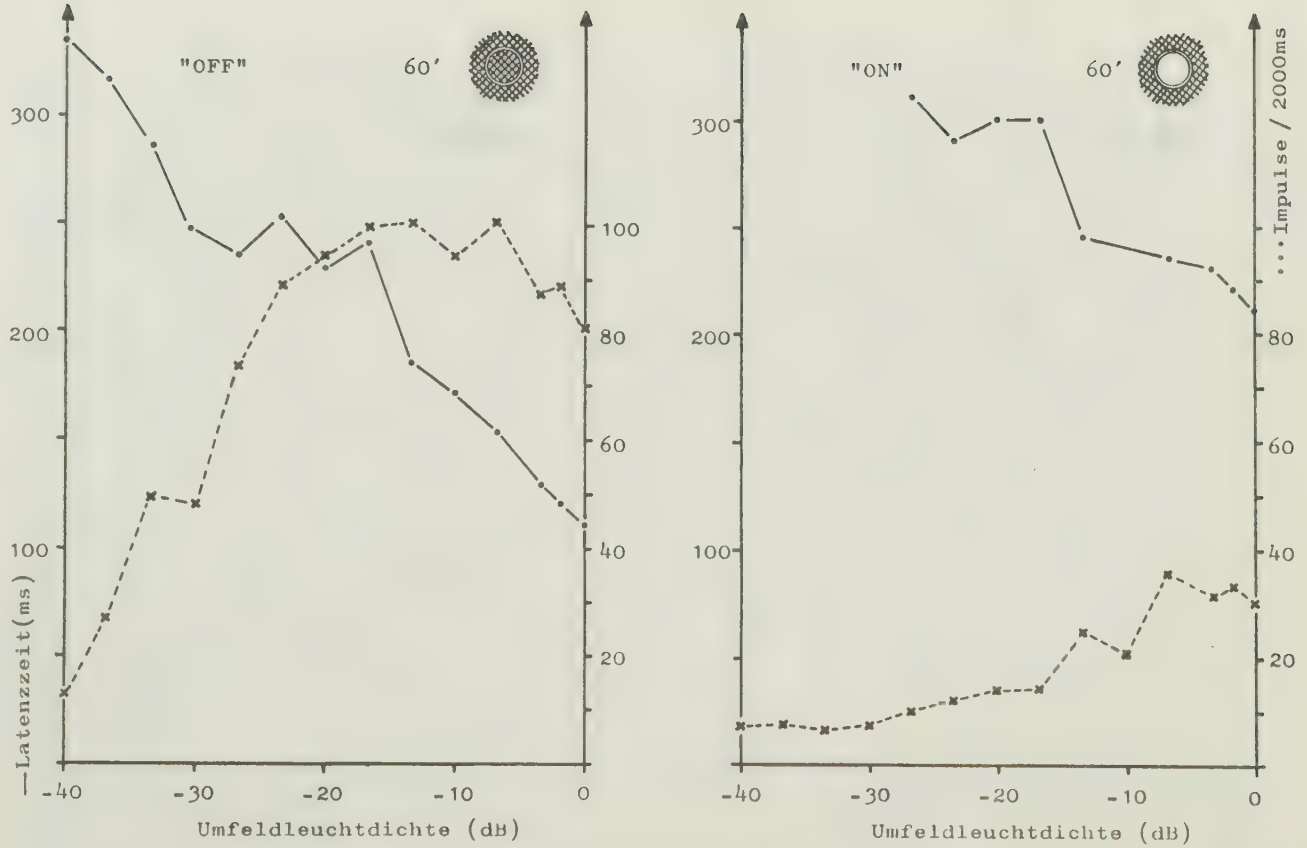


Abb. 10 Einfluß der Leuchtdichte auf die on-off-Reaktion eines Klasse 2 neurons
Reiz: Kreisscheibe von 60' Durchmesser mit positivem Kontrast (1)
Leuchtdichte 0 dB entspricht 50 cd/m^2

feld) führt zu ähnlichen Ergebnissen. Allerdings sind die Laufzeiten verlängert und die Impulssummenwerte erheblich kleiner.

Die zeitliche Modulation einer kleinen leuchtenden Kreisscheibe im Zentrum des rezeptiven Feldes führt qualitativ zu ähnlichen Ergebnissen (Abb. 10). Nur muß in diesem Fall zwischen der "on"- und der "off"-Reaktion unterschieden werden. In vielen Fällen erreicht die Impulssumme ebenfalls einen Gipfel um bei weiter ansteigender Leuchtdichte wieder abzusinken. Trotz sinkender Impulssumme sinkt die Latenzzeit stetig auch im Bereich hoher Punktleuchtdichte. Die Latenzzeit liegt in ähnlicher Größenordnung wie diejenige für bewegte Reize. Alle untersuchten Zellen reagierten mit einer stärkeren "off"-Antwort. Die Latenzzeit bzw. die Laufzeit ist in diesem Fall für die "on"-Reaktion bedeutend verlängert. Für 0 dB ist der Wert fast doppelt so groß wie für die "off"-Reaktion. Mit abnehmender Leuchtdichte wird die Differenz geringer.

Testzeichengröße

Für die Untersuchung wurden nur Zellen der Klasse 2 herangezogen. Die Lage des Zentrums des exzitatorischen rezeptiven Feldes auf dem Projektionsschirm wurde ständig kontrolliert, um eventuell durch Verschiebung auftretende Asymmetrien der Testzeichenbewegung auszuschließen, die besonders die Messungen mit großen Testzeichen hätten verfälschen können. Als Reiz wurden wieder dunkle Kreisscheiben auf hellem Grund verwendet. Die Kreisscheibchen sprangen symmetrisch zum Feldzentrum um 20 Sehwinkelminuten hin und her. Die Ergebnisse sind in Abb. 11 zusammengestellt. Das kleinste verwendete Testzeichen hatte einen Durchmesser von 20'und das größte einen von fast 5^{o}. Die Impulssumme steigt anfangs mit zunehmendem Durchmesser und erreicht zwischen 2^{o} und $3,5^{o}$ einen Gipfel. Gleichzeitig sinkt die Latenzzeit von 300 ms auf 100 ms. Die Werte ändern sich mit der Leuchtdichte des Umfeldes. Für größere Durchmesser sinkt die Impulssumme wieder und gleichzeitig steigt die La-

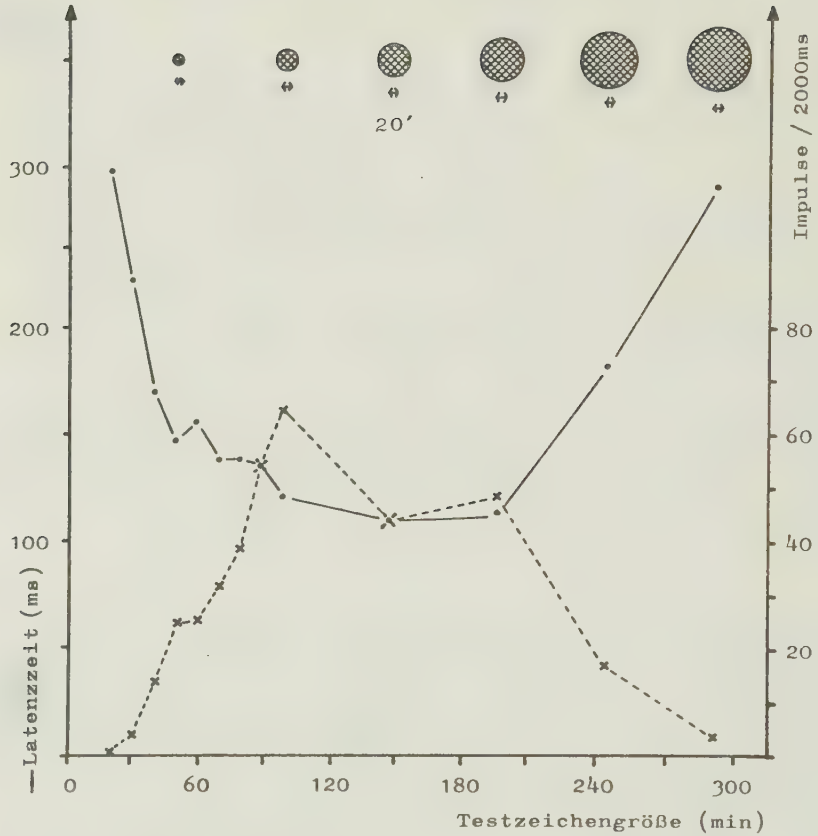


Abb. 11 Einfluß des Testzeichendurchmessers auf die Impulssumme und die Latenzzeit für ein Klasse 2 - Neuron.
Dunkle Kreisscheiben auf hellem Grund (-6 dB)

tenzzeit wieder auf 300 ms und mehr an.

Position im rezeptiven Feld

Zellen der Klassen 1-3 wurden für die Klärung des Einflusses der Position des Reizes im rezeptiven Feld herangezogen. In

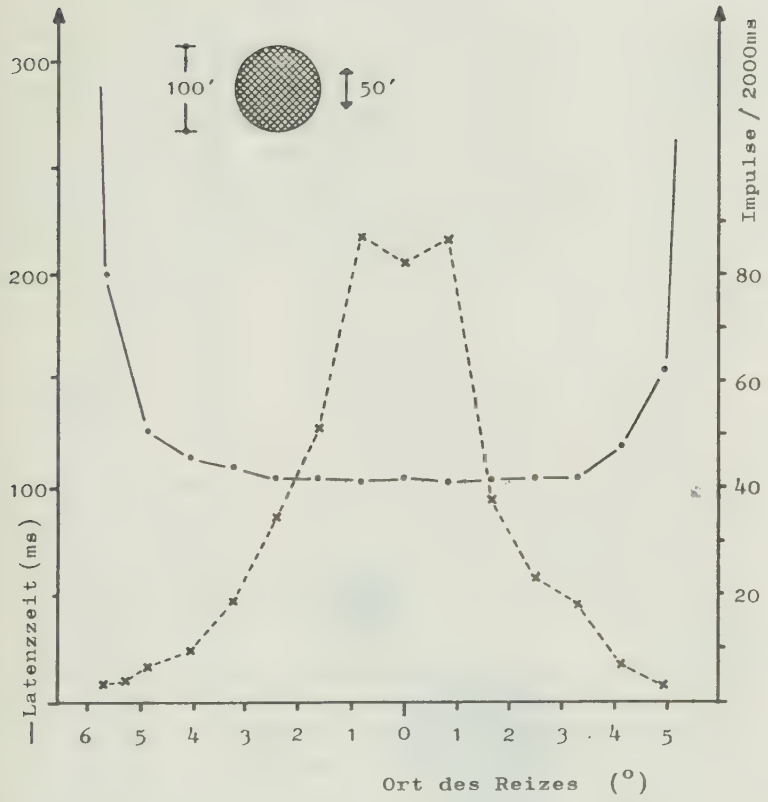


Abb. 12 Einfluß der Position des Testzeichens im rezeptiven Feld auf die Impulssumme und die Latenzzeit für ein Klasse 3 - Neuron.
dunkle Kreisscheibe von 100' Durchmesser auf hellem Grund (-6 dB), Sprungamplitude von 50' symmetrisch zur Achse des rezeptiven Feldes

Abb. 12 ist das Ergebnis für ein Neuron der Klasse 3 wiedergegeben. Eine relativ große schwarze Kreisscheibe mit 100' Durchmesser diente als Reiz. Die Impulssumme steigt mit zunehmender Nähe zum Feldzentrum. Die Latenzzeit ändert dagegen in einem weiten zentralen Bereich ihren Wert nicht. Die Laufzeit ist

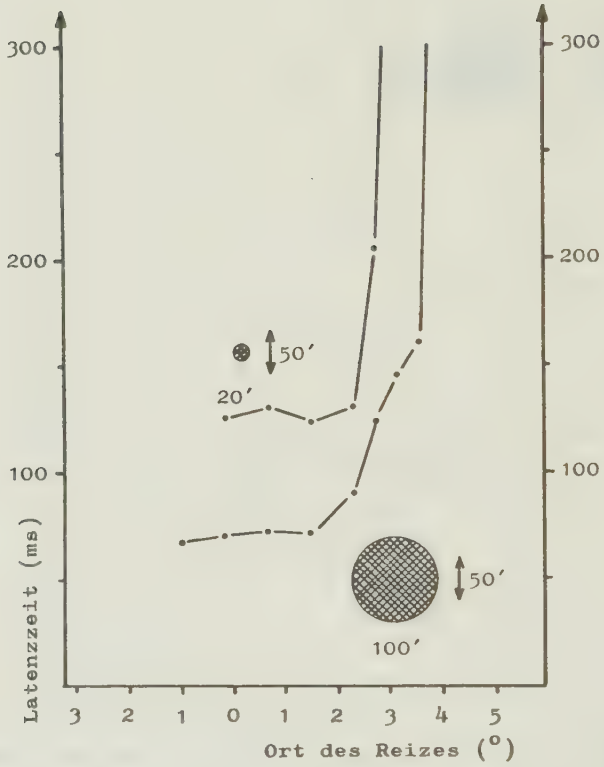


Abb. 13 Einfluß des Testzeichendurchmessers auf die Latenzzeit am Rande des rezeptiven Feldes einer Zelle der Klasse 3.
dunkle Kreisscheibe auf hellem Grund (0 dB), Sprungamplitude von 50′ symmetrisch zur Achse des rezeptiven Feldes

konstant. Erst im Randbereich, wenn der Reiz die Grenze des exzitatorischen rezeptiven Feldes überschreitet, steigt die Latenzzeit an. Die Größe dieser Randzone, in der die Laufzeit zunimmt, ist eine Funktion des Durchmessers der dunklen Kreisscheibe, die als Reiz verwendet wird, wenn von der Amplitude der Sprungbewegung abgesehen wird. Ein Beispiel zeigt Abb. 13.

Für einen kleinen Scheibendurchmesser von nur 20′, der bereits in die Größenordnung des Auflösungsvermögens des dioptrischen Apparates des Froschauges kommt, schrumpft die Übergangszone mit verlängerter Latenzzeit in allen Fällen, in denen keine zu große Sprungamplitude gewählt wird, auf wenige 10′ zusammen. Wird der Scheibendurchmesser wesentlich größer als 100′ (Abb. 13) gewählt, bildet sich überhaupt kein Plateau mehr aus, sondern es wird nur noch ein parabolischer Verlauf der Latenzzeit mit einem Minimalwert im Zentrum beobachtet (Abb. 14).

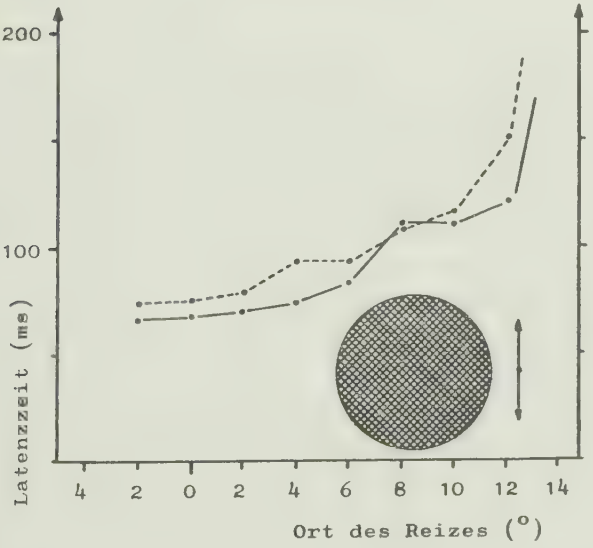


Abb. 14 Einfluß der Position des Testzeichens im rezeptiven Feld auf die Latenzzeit für ein Klasse 4-Neuron bei großen Testzeichendurchmesser und großer Sprungamplitude.
dunkle Kreisscheibe von 6° Durchmesser auf hellem Grund (0 dB), Sprungamplitude 4° symmetrisch zur Achse des rezeptiven Feldes

Innerhalb der Meßgenauigkeit konnte weder für die Impulssumme noch für die Latenzzeit ein Unterschied für tangentiale oder radiale Bewegung im rezeptiven Feld nachgewiesen werden, wenn die Sprungamplitude weniger als 60′ betrug.

Das Verhalten tiefer tectaler Zellen ist nicht einheitlich. Es wurden einerseits Zellen gefunden, die eine deutliche Ortsabhängigkeit der Latenzzeit im rezeptiven Feld aufwiesen. Anderseits gab es aber auch Zellen, für die die Latenzzeit innerhalb der Meßgenauigkeit konstant war.

4. DISKUSSION

Die Froschretina zeigt sowohl hinsichtlich des histologischen Aufbaus als auch hinsichtlich ihrer Funktion einen größeren Grad der Komplexität als diejenige der Säugetiere. Die innere plexiforme Schicht ist verstärkt. Die exzitatorischen Zentren (ERF) der rezeptiven Felder (RF) sind funktionell im Vergleich zu den inhibitorischen Umfeldern (IRF) relativ klein. Die Erregung im IRF kann die im ERF übersteigen, so daß es zu keiner fortgeleiteten Reaktion der Ganglienzelle kommt. Größere Testzeichen werden teilweise nicht "gesehen".

Das Verhalten einer retinalen Ganglienzelle kann durch die Laufzeit für die ersten Impulse - die Latenzzeit - und die Impulssumme für verschiedene Testzeichen und Bewegungen charakterisiert werden. Ein weiterer Faktor, der auf die Reaktion Einfluß nimmt, ist die Leuchtdichte. Sie wirkt sowohl auf die Laufzeit als auch auf die Impulssumme (Abb. 9,10).

Für ein reines Invarianten bildendes Element ist oberhalb einer Schwelle zu fordern, daß die Reaktion relativ unabhängig von anderen Parametern erfolgt. So sollte für die Ganglienzellen der Retina des Frosches die Leuchtdichte von untergeordneter Bedeutung sein. Andernfalls wäre bezüglich des Bewertungsmaßstabes Impulssumme ein wechselseitiger Austausch verschiedener Merkmale möglich. Wie die Kurven für den Zusammenhang zwischen Leuchtdichte und Impulssumme zeigen, ergibt sich erst im Bereich der höchsten untersuchten Leuchtdichten (spektrale Verteilungskurve einer Halogenlampe) ein Sättigungsbereich. Von einer Invariantenleistung kann also nur mit Einschränkung gesprochen werden. Sie bezieht sich nur auf die Größe des optimalen Testzeichendurchmessers und die Tatsache, daß bestimmte Strukturen wie z.B. Gitter überhaupt nicht gesehen werden. In vielen Fällen sinkt die Impulssumme sogar wieder bei fortgeführter Steigerung der Leuchtdichte. Dieser Solarisationseffekt wurde sowohl für negativen (Abb. 9) als auch für positiven

(Abb. 10) Kontrast beobachtet. Er war nicht an die Reizmodalität Bewegung oder Leuchtdichteänderung gebunden. Die Solarisation läßt sich nicht auf die endliche Abbildungsschärfe zurückführen, da sie dann nur bei einer der beiden Kontrastarten auftreten dürfte, solange der Durchmesser des Testzeichens wie im untersuchten Fall unterhalb der optimalen Größe bleibt. Die hohe Leuchtdichte, bei der sie eintritt, schließt ebenfalls die Deutung als Umschalteffekt zwischen verschiedenen Rezeptoren aus (grüne und rote Stäbchen, Zapfen), der bei der Aufnahme spektraler Empfindlichkeitskurven auftritt (KARASEK u. KRUEGER, 1978).

Die Laufzeit sinkt stetig mit zunehmender Leuchtdichte. Die Solarisation der Impulssummenkurve bleibt ohne Rückwirkung.

GRÜSSER et al. (1976), HARTLINE (1938,1940) fanden für die integralen Impulsraten beim Durchgang von Testzeichen durch das gesamte RF längs eines vorgezeichneten Weges bzw. für on-off-Reaktionen eine umgekehrt u-förmige Beziehung zum Durchmesser des Testzeichens. Für Klasse 2 Neurone geben GRÜSSER et al. einen optimalen Wert zwischen 3° und 5° an. Dieses Verhalten bestätigt sich auch für kleine Sprungbewegungen im Zentrum des RF (Abb. 11). Die größte Impulssumme wurde allerdings bei kleineren Werten (2° bis 4°) gefunden. Größere Testzeichendurchmesser führten für die Sprünge zwischen 20′ und 60′ offensichtlich zu einer zusätzlichen Erregung des inhibitorischen Umfeldes.

Zum Anwachsen der Impulssumme mit zunehmendem Durchmesser tragen zwei Faktoren bei. Wenn vorausgesetzt wird, daß nur örtliche oder zeitliche Reizänderungen zu einer weitergeleiteten Reaktion führen, bewirkt in erster Linie die Randzone eines bewegten Testzeichens die Erregung. Diese wächst linear mit dem Durchmesser. Der Effekt der größeren Randzone wird allerdings durch die Abnahme der Erregbarkeit des Initialsegmentes der Nervenzelle mit zunehmendem Abstand der erregenden Synapse von ihm wieder eingeschränkt. Weiterhin muß das endliche opti- Auflösungsvermögen des dioptrischen Apparates des Auges die Reaktion beeinflussen. Es führt zu einem unscharfen Retinabild. Im Fall eines Testzeichens mit negativem Kontrast (dunkel auf

hellem Untergrund) fließt Lichtenergie aus dem Umfeld ins dunkle Testzeichenareal und im umgekehrten Fall aus dem hellen Testzeichen ins dunkle Umfeld. Dabei entspricht die Halbwertsbreite des Retinabildes zwar dem Durchmesser des Objektes, solange das Testzeichen nicht in die Nähe des optischen Auflösungsvermögens kommt (KRUEGER und MOSER, 1972), der Basisdurchmesser verändert sich aber. Die Verschmierung des Bildes hat zur Folge, daß der Kontrast zwischen Testzeichenmitte und Umfeld nicht seinen größtmöglichen Wert erreicht. Nach den Rechnungen von KRUEGER und MOSER liegt der Maximalkontrast erst bei Testzeichendurchmessern von 3^{o} und mehr vor. Der Sättigungsbereich fällt für Neurone der Klasse 2, also in das Gebiet der optimalen Reizgröße.

Die Laufzeit steht mit dem Durchmesser in einer u-förmigen Beziehung. Während für den Anstieg im Bereich großer Durchmesser erklärend die Wirkung des inhibitorischen Umfeldes herangezogen werden kann (s.u.), muß für den Bereich kleiner Durchmesser wie bei der Impulssumme die durch die optische Verschmierung bedingte Kontrastabnahme des Retinabildes, die Leuchtdichteabhängigkeit der Laufzeit, berücksichtigt werden.

Die Impulssumme für kleine Sprünge im rezeptiven Feld hängt deutlich radialsymmetrisch von der Position im RF ab. Ihr Wert sinkt mit zunehmender Entfernung vom Feldzentrum. Ein ähnlicher Verlauf wird von HENN und GRÜSSER (1968) für die integrale Impulsrate beim Durchgang eines 1^{o} großen schwarzen Feldes durch das RF eines Klasse 2 Neurons beschrieben. Zwei Faktoren wirken in Richtung einer Abnahme der Impulssumme mit wachsender Entfernung vom Feldzentrum. Für die Reaktion retinaler Ganglienzellen der Katze reichen sie nach Untersuchungen von CREUTZFELD et al. (1968) auch zur quantitativen Erklärung aus. Die Dendriten besitzen für die an den Synapsen entstehenden exzitatorischen und inhibitorischen postsynaptischen Potentiale nur eine endliche Leitfähigkeit, die zu einem fortschreitenden Potentialverlust mit zunehmender Entfernung von der Synapse führt. So ist der

Beitrag entfernter Synapsen zur Potentialsummation am Initialsegment im Bereich des Axonhügels, das für die Entstehung des fortgeleiteten Impulses verantwortlich ist, geringer als der nähergelegener. Zusätzlich sinkt die Dendritendichte nach histologischen Untersuchungen (MATURANA et al., 1960) mit zunehmender Entfernung vom Zentrum. Setzt man voraus, daß die Dichte der Synapsen entlang der Dendriten konstant ist oder zumindest nicht bedeutend größer wird und außerdem die Projektion der Rezeptoren auf die Ebene der Ganglienzellen homogen ist, folgt zusätzlich eine Minderung der Zahl postsynaptischer Potentiale in der Peripherie trotz gleicher Erregung auf der Ebene der Rezeptoren. Überschreitet der Reiz teilweise die Grenze zwischen ERF und IRF, addiert sich die inhibitorische Komponente des IRF. Die Verteilung der Impulssumme über das ERF zeigt, daß der Informationsfluß auf der Ebene der retinalen Ganglienzellen für Neurone der Klasse 2 und 3 stark kanalisiert verläuft und damit die Invarianz bildende Eigenart für kleinere bewegte Reize noch ortsgebunden ist.

Die Laufzeit für die Reaktion auf kleine Testzeichen und geringe Sprungamplituden ändert sich im Rahmen der Meßgenauigkeit nicht mit der Position im RF von Neuronen der Klassen 1-4. Nur in einer schmalen Randzone, die durch die retinale Abbildungsunschärfe, das Ausmaß der Testzeichenbewegung und kleine Blickbewegungen des Versuchstieres (Puls) bestimmt wird, steigt sie rasch. Für kleine Reizkonfigurationen wurden Übergangsbereiche zwischen 20′ und 40′ gemessen. Die Miterregung des IRF führt offenbar zu dieser Verlängerung der Laufzeit; denn mit zunehmendem Durchmesser des Testzeichens dehnt sich die Randzone aus (Abb. 13). Sind die Durchmesser sehr groß, bildet sich überhaupt kein Plateau mehr aus (Abb. 14). Die Laufzeit folgt einer parabolischen Funktion. Wenn die Miterregung des IRF die Laufzeit der Reaktion verlängert, muß die Laufzeit der Inhibition kleiner oder zumindest gleich groß sein wie die der Exzitation. Untersuchungen von NYE und NAKA (1971) an Klasse 3 Neuronen von R. catesbiana ergaben, daß die Inhibition bedeutend schneller wirksam wird, als die Exzitation. Sie boten zeit-

lich versetzt eine Kreisscheibe im ERF und einen konzentrischen Ring in der Peripherie an. Die größte Depression der Impulsrate ergab eine zeitliche Verschiebung um 40 ms. Demnach wäre die Laufzeit der Inhibition um 40 ms kleiner. Da die Erregung des IRF die Laufzeit des ersten Impulses verlängert - die Latenzzeit - muß es sich um eine Vorwärtsinhibition handeln.

Die Bipolaren der Froschretina besitzen eine konzentrische Feldorganisation. Die Größe des zentralen Bereichs des RF stimmt gut mit der dendritischen Aufspaltung der Bipolaren überein (DOWLING, 1976). Die Horizontalzellen mit ihrem großen seitlichen Einzugsbereich, die zudem nicht auf die Rezeptoren rückwirken, sind vermutlich für die Umfeldorganisation verantwortlich. Die innerhalb des ERF im Rahmen der Meßgenauigkeit gleichbleibende Laufzeit der Erregung bei punktueller Reizung deutet auf einen gleichen anatomischen Aufbau der einzelnen Kompartimente des Informationskanals, über den die Erregung von den Rezeptoren zu den Synapsen der Ganglienzellen läuft. Da die Retina bis zur Stufe der Bipolaren funktionell homogen strukturiert ist, muß die rezeptive Feldstruktur der Ganglienzellen eine Leistung der Amacrinen sein. Es gibt keinen Hinweis, der gegen die Annahme einer homogenen Struktur der inneren plexiformen Schicht spricht. Demnach muß die Größe des ERF mit der Ausdehnung des Dendritenfeldes der jeweiligen Zelle sowie der Bipolaren übereinstimmen. Tatsächlich nimmt die Größe des ERF zusammen mit der Ausbreitung der Dendriten mit der Klassennummer der Genglienzellen zu. Der inhibitorisch wirksame Informationsfluß muß dann über vorwärtinhibitorisch wirkende Horizontalelemente - prä- oder postsynaptisch hemmende Amacrine - laufen, die den direkten exzitatorischen Kanal blockieren, bevor es zu einer weitergeleiteten Reaktion kommt.

5. ZUSAMMENFASSUNG

In der Arbeit wird die Reaktion (Impulssumme, Latenzzeit bzw. Laufzeit) retinaler Ganglienzellen 3. Ordnung des Frosches (R. esculenta) nach lokaler Reizung einzelner Elemente der exzitatorischen rezeptiven Felder mit kleinen dunklen Kreisscheiben auf hellem Grund untersucht. Die Tiere wurden für die Experimente immobilisiert, mit Menisken auf 70 cm Sehentfernung korrigiert. Zur Erhöhung der retinalen Bildschärfe wurde zudem die Pupille enggestellt. Zur Darbietung der bewegten Testzeichen wurde ein Projektor mit zugehöriger elektronischer Ansteuerung und einem Generator für trapezförmige Funktionen entwikkelt. Die Steuerung und Auswertung der Versuche erfolgte "online" mit einem Prozeßrechner. Das Flußdiagramm des für die Experimente entworfenen Rechenprogramms wird angegeben.
Im Einzelnen wurde der Einfluß der Parameter Leuchtdichte, Testzeichengröße und Position im rezeptiven Feld verfolgt. Die Experimente führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Qualitativ verhalten sich die Zellen der Klasse 1-4 bezüglich der untersuchten Größen ähnlich.
2. Die Impulssumme bei lokaler Erregung im Feldzentrum steigt im unteren Bereich mit zunehmender Umfeldleuchtdichte. Ein Teil der Kurven weist mit einem umgekehrt u-förmigen Verlauf ein Maximum auf. Eine Korrelation zu einer der 4 Klassen wurde nicht gefunden.
3. Die Laufzeit (Latenzzeit) sinkt stetig mit zunehmender Umfeldleuchtdichte. Ein u-förmiger Verlauf wurde in keinem Fall beobachtet.
4. Die Aussagen von 2. und 4. gelten auch für die "on"- und die "off"-Reaktion bei stationärem Reiz. Die "off"-Reaktion war bei allen Zellen mit der größeren Impulssumme und der kürzeren Laufzeit verbunden, wenn eine "on-off"-Reaktion vorlag.
5. Die Testzeichengröße beeinflußt auch bei lokaler Reizung mit kleiner Positionsänderung die Impulssumme und die Laufzeit. Die

Laufzeit folgt einer u-förmigen und die Impulssumme einer umgekehrt u-förmigen Funktion. Für Klasse 2 Neurone fällt das Minimum der Laufzeit ($2\text{-}3^{\circ}$) mit dem Bereich zusammen in dem das durch das endliche Auflösungsvermögen der Dioptrik verschmierte Retinabild gerade seinen größten Kontrast erreicht.

6. Die Position im rezeptiven Feld beeinflußt für kleine Testzeichen den Wert der Impulssumme. Die Impulssumme sinkt mit zunehmender Entfernung vom Zentrum. Die Laufzeit ändert sich hingegen mit der Position nicht. Mit zunehmendem Testzeichendurchmesser tritt am Rande des exzitatorischen Feldes eine Übergangszone mit nach außen stetig zunehmender Laufzeit auf. Dieses Verhalten wird mit einer zusätzlichen Erregung des ringförmigen inhibitorischen Feldbereiches erklärt. Daraus muß gefolgert werden, daß die Laufzeit der inhibitorischen Wirkung kürzer oder gleich der exzitatorischen ist.

7. Eine Kontrastumkehr mit hellem Kreisscheiben auf dunklem Umfeld verändert die Feldstruktur der Laufzeit nicht. Die Laufzeiten sind bei gleicher Leuchtdichte länger.

8. Das Verhalten tiefer tectaler Zellen bezüglich der Laufzeit ist uneinheitlich. Neben Zellen mit deutlich wachsender Laufzeit mit zunehmender Entfernung vom Zentrum auch bei kleinen Testzeichendurchmessern wurden solche gefunden, deren Laufzeit im exzitatorischen Feld innerhalb der Meßgenauigkeit in jeder Position den gleichen Wert hatte.

6. LITERATUR

CAJAL, S.R. Y: Die Retina.
Bergmann, Wiesbaden, 1896

CREUTZFELD, O.D., B. SAKMANN u. H. SCHEICH: Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion der Retina.
in: MARKO, H. u. G. FÄRBER, Kybernetik 1968,
R. Oldenbourg, München-Wien, 1968

CREUTZFELD, O.D. u. B. SAKMANN: Neurophysiology of vision.
Ann. rev. Physiol. 31, 499-544 (1969)

DOWLING, J.E.: Synaptic organization of the frog retina: an electron microscopic analysis comparing the retinas of frogs and primates.
Proc. roy. Soc. B 170, 205-227 (1968)

DOWLING, J.E.: Physiology and morphology of the retina.
in LLINAS, R. u. W. PRECHT; Frog neurobiology,
Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 1976

DUBIN, M.: The inner plexiform layer of the vertebrate retina: a quantitative and comparative electron microscopic analysis.
J. comp. Neurol. 140, 479-509 (1970)

GAZE, R.M. u. M. JACOBSON: A study of the retinotectal projection during regeneration of the optic nerve in the frog.
Proc. roy. Soc. 157, 420-448 (1963)

GAZE, R.M. u. M.J. KEATING: The depth distribution of visual units in the tectum of the frog following regeneration of the optic nerve.
J. Physiol. (Lond.) 200, 128P-129P (1968)

GESTELAND, R.C., B. HOWLAND, J.Y. LETTVIN u. W.H. PITTS: Comments on microelectrodes.
Proc. Inst. Radio Engin.(1969)

GRAUER, C., U. GRÜSSER-CORNEHLS u. H. REICH-MOTEL: Neuronal adaptation in the anuran retina, 1975
cit. n. GRÜSSER, O.J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS, 1976

GRÜSSER, O.-J. u. D. FINKELSTEIN: Analyse eines auf "Bewegungswahrnehmung" spezialisierten Neuronensystems in der Froschnetzhaut.
in KROEBEL, W., Fortschritte der Kybernetik,
R. Oldenbourg, München, 1967

GRÜSSER, O.-J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Die Informationsverarbeitung im visuellen System des Frosches.
Kybernetik, 331-360 (1968)

GRÜSSER, O.-J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Die Neurophysiologie visuell gesteuerter Verhaltensweisen bei Anuren.

Verhandlungsber. Dtsch. zool. Ges. 64, 201-218 (1970)

GRÜSSER, O.-J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Bewegungsempfindliche Neuronensysteme im visuellen System von Amphibien. Eine vergleichende neurophysiologische Untersuchung.
Nova acta Leopoldina (Halle), N.F. 37, 117-136 (1973)

GRÜSSER, O.-J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Neuronal mechanisms of visual movement perception and some psychophysical and behavioral correlations.
in JUNG, R., Handbook of sensory physiology, Bd, VII/3A, Springer, Berlin-Heidelberg-New-York, 1973

GRÜSSER, O.-J. u. U. GRÜSSER-CORNEHLS: Neurophysiology of the anuran visual system.
in LLINAS, R. u. W. PRECHT, Frog neurophysiology, Springer, Berlin-Heidelberg-New-York, 1976

HARTLINE, H.K.: The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina.
Amer. J. Physiol. 121, 400 (1938)

HARTLINE, H.K.: The receptive fields of the optic nerve fibers.
Amer. J. Physiol. 130, 690-699 (1940)

HARTLINE, H.K.: The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve.
Amer. J. Physiol. 130, 700-711 (1940)

HENN, V. u. O.-J. GRÜSSER: The summation of excitation in the receptive field of movement-sensitive neurons of the frog's retina.
Vision Res. 9, 57-69 (1969)

HUBEL, D.H. u. T.N. WIESEL: Receptive fields and functional architecture in two nostriate visual areas (18 and 19) of the cat.
J. Neurophysiol. 28, 229-289 (1965)

HUBEL, D.H. u. T.N. WIESEL: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex.
J. Physiol. (Lond.) 195, 215-289 (1968)

JACOBSON, M.: The representation of the retina on the optic tectum of the frog. Correlation between retino-tectal magnification factor and retinal ganglion cell count.
J. exp. Physiol. 47, 170-178 (1962)

INGLE, D.J. u. J.M. SPRAGUE: Sensorimotor function of the midbrain tectum.
Neurosci. Res. Progr. 13, 169-288 (1975)

KEMALI, M. u. V. BRAITENBERG: Atlas of the frog's brain.
Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 1969

KARASEK, E. u. H. KRUEGER: Recognition of coloured patterns by the frog.
Pflügers Arch. Suppl. 373, R 79 (1978)

KRUEGER, H. u. E.A. MOSER: The influence of the modulation transfer function of the dioptric apparatus on the acuity and contrast of the retinal image in R. esculenta.
Vision Res. 12, 1281-1289 (1972)

KRUEGER, H., E.A. MOSER u. E. ZRENNER: Influence of defocussing on retinal images of test patterns calculated with the modulation transfer function.
Ophthal. Res. 5, 331-341 (1973)

LETTVIN, J.Y., H.R. MATURANA, W.S. Mc CULLOCH u. W.H. PITTS: Two remarks on the visual system of the frog.
In ROSENBLITH, W.A.: Sensory communication, Wiley, New York, 1961

MATURANA, H.R., J.Y. LETTVIN, W.S. Mc CULLOCH u. W.H. PITTS: Anatomy and physiology of vision in the frog (Rana pipiens).
J. gen. Physiol. 43, 129-175 (1960)

MOSER, E.A. u. H. KRUEGER: Retinoscopic anf neurophysiological refractometry in R. temporaria.
Pflügers Arch. 335, 235-242 (1972)

NYE, P.W. u. K.J. NAKA: The dynamics of inhibitory interaction in a frog receptive field: a paradigm of para contrast.
Vision Res. 11, 377-392 (1971)

SZÉKELY, G. u. G. LÁZÁR: Cellular and synaptic architecture of the optic tectum.
in LLINÁS, R. u. W. PRECHT: Frog neurobiology, Springer, Heidelberg-Heidelberg-New York, 1976

VARJÚ, D.: Vergleich zweier Modelle für laterale Inhibition.
Kybernetik 1, 200-208 (1962)

Lebenslauf

Pers. Daten:	geboren am 4.1.1939 in Wilhelmshaven Mutter: Hildegard Krueger geb. Eden aus Danzig, Lehrerin Vater: Herbert Krueger aus Tilsit, Dipl.-Ing. gef. verheiratet mit Leonore Krueger, geb. Hegenbarth, Realschullehrerin, zwei Kinder
Schule:	1945/46-1959 in Draschwitz Kr. Zeitz, Lübeck und Oldenburg (Oldb)
Studium:	SS 1959 - WS 1964/65 Physik an den Universitäten in München und Hamburg
	SS 1962 - WS 1963/64 Zoologie im Nebenfach an den Universitäten München und Hamburg
	WS 1970/71 - WS 1975/76 Humanmedizin an der Universität München
Examina:	1965 Diplomhauptprüfung in Physik an der Universität München
	1969 Promotion in Physik an der Universität München
	1974 Erteilung der venia legendi für das Fach "Angewandte Physiologie" an der Fakultät für Maschinenwesen und Elektrotechnik der Technischen Universität München
	1976 Staatsexamen für Humanmedizin an der Universität München
	1977 Approbation als Arzt
Tätigkeiten:	wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Medizinische Optik der Universität München
	wissenschaftlicher Mitarbeiter und wissenschaftlicher Assistent am Institut für Arbeitsphysiologie der Technischen Universität München
	Medizinalassistent am Institut für Arbeitsphysiologie und an der chirurgischen Klinik der Universität München sowie in der Inneren Abteilung des Städtischen Krankenhauses München Neuperlach
	Seit 1977 Universitätsdozent am Institut für Arbeitsphysiologie der Technischen Universität München

München, Juni 1978